

作物生态学

R.S. Loomis #著



作物生态学

R. S. Loomis 著

沈秀瑛 译

顾慰连 校

前 言

R. S. Loomis博士为美国加利福尼亚大学戴维斯分校教授,是著名的作物生理学家。他强调在各种不同的生态条件下研究作物的生理过程,从而创立了一个当前为大多数农业科学家所重视的一个新的学科—作物生态学(Crop Ecology)。

传统的农业科学,从狭义上来说,包括两个基础学科,即作物遗传育种学和作物栽培学,而后者与生产过程的关系更为密切。近年来随着现代科学技术在农业生产和科研中的应用和生产水平的不断提高,作物栽培学与许多基础学科的关系愈来愈密切。作物生态学就是在这样的背景上应运而生的一个新的边缘学科。它以植物生理和植物生态学为基础。植物生理学是研究植物生命活动规律的科学,植物生态学则研究植物相互间及植物与生存条件(环境)间的关系。植物要生存、生长、发育,就需要有物质和能量的来源,这就不可避免地要与周围环境发生联系(如光、 CO_2 、水、营养元素等都来自太阳、大气、土壤等环境),这种联系是在植物的生活过程中建立的,也是通过植物本身的各种生理生化过程实现的。这种关系包括供求关系和限制关系。生理学和生态学在这个意义上得到了有机的统一。作物生态学作为一个独立的学科,并非是植物生理学和植物生态学的机械揉合,而是有其各自的特点。植物生理学以单株植物为研究对象,研究植物个体生命过程中的各种生理现象及其规律;植物生态学研究个体间及个体与环境间的各种关系(包

括供求关系和限制关系)。与之相比,作物生态学是以作物(栽培植物)为主要研究对象的。是在田间条件下(当然可以辅之以实验室条件),以田块为基本单位,分析和研究作物群体的生理过程及与环境(光、大气、水分、土壤等)间的物质能量交换特点和规律。其次,研究的着眼点是与作物产量形成因素有关。研究最终影响作物经济产量的那些生理现象及其在不同生态条件下的表现,以达到作物与栽培条件的最佳结合。

此外Loomis认为,作物生态学所研究的作物系统是人类经营的,因而要考虑人的因素(经济、社会、文化等)。就植物本身来说,其生命活动过程发生在分子、细胞、组织和器官等不同水平上,与环境间的物质能量交换也是发生在这些水平上。同时他认为,人类在农业生产实践中与作物的关系及相互影响则发生在个体、群体和群落等较高的水平上。

顾慰连

目 录

一、作物系统的基本特点.....	(1)
二、土壤的基本特点.....	(7)
三、含盐量.....	(12)
四、辐射.....	(18)
五、空气环境与蒸发蒸腾.....	(28)
六、土壤—植物—大气连续介质：水.....	(35)
七、生产过程.....	(44)
八、养分循环.....	(61)
九、限制性因素.....	(72)
十、物质分配.....	(79)
十一、毗邻植物间的干扰.....	(91)
十二、生态型的形成和遗传漂移.....	(97)
十三、模型.....	(101)
十四、作物生态学常用换算单位和常数.....	(106)

一、作物系统的基本特点

(一) 组织水平

在研究生物系统时，从分子、细胞、组织、器官、有机体、群体和群落这样一些不同的水平来考虑较为方便。在三个较高的水平上，可以看出有机体与环境间的相互作用，而环境则属于生态学的范畴。人类在日常生活及农业生产实践中与动、植物间的相互影响也发生在这些水平上。

对于具体的动物或植物个体，可以鉴别其种和品种的基本生理和形态特征。群体是指存在于同一时间和空间的一群同种有机体（生物体）。这一定义是根据遗传结构、数量、年龄、分布和相似的物质成份而确定的。群落是占据一定地点的所有群体的总和，用于讨论有机体与环境的物质关系（如拥挤程度，单位面积生物量等）。“所有群体”包括土壤生物、昆虫、鸟类等。我们的主要注意力往往只放在重要的高等植物上，如我们说小麦的群落或一片小麦。把群落同它的环境（土壤、大气）一起考虑，就叫做生态系统。地球上所有生态系统的总和称作生物圈。

用类似的方法考虑作物系统也是较为便利的。不过，农业系统是人类经营的，而且受文化因素（社会的、经济的、政治的等）的影响很大。田块是任何农业系统的基本单位，我们的着重点也就是这个水平上的群落生态。在农业单位和农业区（如玉米带）内，我们很容易发现一些重要的生态学原理，在世界的不同地区，也同样如此。

(二) 营养水平（或谁吃谁）

在群落内，不同的生物体可按其作用进行分类。

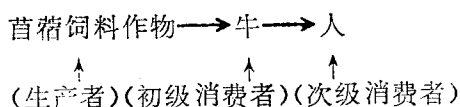
1. 生产者。绿色植物进行光合作用（初级生产），本身是自养生物，为所有其它生物（异养生物）提供食物来源。在农业上，作物是生产者。

2. 初级消费者。直接吃食绿色植物的食草动物。

3. 次级消费者。是靠吃食初级消费者的食肉动物，如鸟吃蚱蜢。多数次级消费者有时也以食草为主。

4. 分解者。细菌和真菌，进行分解，促进腐烂，在营养循环，消除废物和土壤形成中都起主要的作用。

可以用食物链或营养链的概念来描述某一特定群落的营养关系。以一简单的农业食物链为例：



人也是很重要的初级消费者（植物 → 人）。如把其它群体引入苜蓿，情况就更为复杂，形成的食物网：

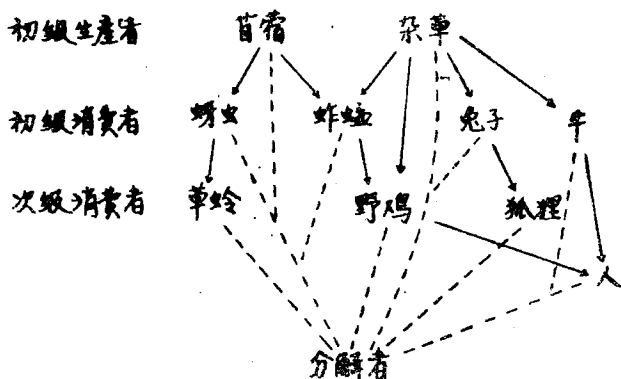


图1 食物网图示

图1中每个箭头都表示有机物质从一种生物体转移到另一种生物体。有机物质的这种转移在决定该系统的效率（也

就是物质或碳、能量和必需养分的流动)上是非常重要的。一切农业系统的根本特点是尽量增大提供给人类的源流量。为了生产更多对人类有用的产品,要有选择地种植植物,防治可能减小这种流动的竞争性杂草和害虫。

不同的动物对饲料的利用率随环境(如温度)、年龄和饲料特点变化很大。表1所列是不同家畜在生产人类可以利用的产品中利用一般优质饲料(牛吃干草和谷物籽粒,家禽吃谷物籽粒)的平均效率。

表1 不同家畜利用一般优质饲料的平均效率

动物	产 品	[1]	[2]	克食物/克植物蛋白
		能量转换效率	蛋白质转换效率	
牛 羊	肉 羊肉	0.07	0.06	低质 { 0.11 籽粒 { 0.06
		0.03	0.03	
快速繁殖类型 { 猪 鸡	肉 肉蛋	0.23	0.12	优质 { 0.17 籽粒 { 0.17 0.25
		0.13	0.20	
		0.15	0.18	
奶牛	奶	0.21	0.23	与人类竞争食物 0.25

[1] 指动物每消耗 1 卡能量的植物代谢材料生产的可食用产品中能量的卡数;

[2] 指动物每消耗含 1 克蛋白质的植物材料所生产的可食用产品中含蛋白质的克数。

动物活重的生产效率远远高于可食用产品的生产效率。以绵羊为例,将近一半的蛋白质转移到毛中。

农业系统可以根据所含食物链的特点划分为四个基本类

型:

系 统	实 例
1 作物→人	马铃薯生产
2 作物→动物→人	粒用高粱→养鸡
3 草原→动物→人	牧牛
4 草原→动物→人	栏内养牛
作物——↑	
作物→工业应用	

人口/土地比率高的地区和国家往往重视系统1和系统2（动物是鸡、猪或奶牛）。人口/土地比率低的国家，如澳大利亚、阿根廷和美国，则强调系统3和系统4，利用牛、羊等能较好地利用草地粗纤维饲料的反刍动物。鸡和猪是谷物饲料和其他低纤维饲料的有效转换者。因此，它们对饲料的要求与人类食物的竞争性更强。但正因如此，它们对类型1的农业系统起缓冲作用——这样的动物群体在粮食节余年份可迅速增加，有效地利用低质谷物和副产品。系统3和4通常不像系统1和2那样要求管理精细，输入的人力和物力也少。但是也有例外，一些低比率（人口/土地）的国家（荷兰、比利时和卢森堡）对黑麦草原的管理很精细。

“强度”在这里用来表示与潜在生产力有关的已达到的生产水平，它往往主要取决于外部输入（如肥料）的多少。

“潜在产量”表示某个种在无病虫害，养分充足或管理合理（即具有最佳技术）的特定环境下所能达到的产量。我们也可以区分“可获得产量”和“实际产量”，前者是指在实验站以及农民采用现代可行技术所能获得的产量水平，后者是指该地区所观察到的平均产量。根据这种分类，人类发现北

欧，以色列和日本代表集约化农业的中心。美国只是中等集约农业，而印度尼西亚和许多其他发展中国家，实际产量远远低于可获得产量，其主要原因是养分供应不足。

有人可能希望增加第5种类型的农业：作物—工业加工，由大豆油脂加工醇酸树脂油漆就是最好的例子。

（三）群落的其它特点

群落内不同群体的相对重要性或优势可以用不同方法来估计。例如，从个体数、生物量或活动性来估计。在上述食物网中，占优势的高等植物是苜蓿，占优势的动物是奶牛。那么，“农业战略”就是建立和保持具有经济价值的植物的优势。

种的数目，乃至群落的多样化变化甚大。农业群落一般同某些自然系统一样，多样化程度较低（taiga 森林，tule 沼泽和红杉林同热带雨林相比，多样化程度要低得多）。农业群落向单一高等植物种（清种）的简化（与几个种混种相比）使得能够选择最佳的栽培条件（品种选择、种植时间、株行距、杂草防除、灌溉和养分供应等）。清种轮作也许是生物防除杂草和土生害虫及病害的最有效途径。同豆科植物轮作可以在相当大程度上控制氮素环境。

农业系统依赖于纬度、温度、降水和土壤类型。

通过轮作或混作，种植多样化，可以调节整个生长季劳力和机械的需要，而且在某种意义上，可减少种植单一作物由于天气和市场的不测所冒的风险。但是种植上的多样化也带来许多缺点，机械设备种类多，需要的资金多，农民必须具备管理多种作物的专长，同时要按时完成操作管理较为困难，而且，种植的作物种类多，受天气和市场变化的影响也大。

著名生态学家C. Elton和R. Margelet及其他学者，通过对自然植被的分析提出：系统的多样化程度愈高，就愈稳定。稳定性指一个系统受到破坏后恢复的能力。可用几种方法测得，根据特定种的持续性和年间表现型上的变异性。对于自然系统，目前人们认为其多样化是在稳定的环境中累积起来的。这样多样化与其说是变化的结果不如说是稳定的结果。虽然许多环境论者把Margelet的理论作为公认的学说来坚持，但近来这种理论已为生态学家（包括Margelet本人在内）所否定。（见D. Goodman“生物学季刊”50:237—266 1975。）

引伸到农业，Margelet的理论提出，农业易受气候变化、害虫和病害的影响。事实上，我们的基础农业系统是相当稳定的。只要种植者有利可图，又没有更好的作物供选择，所种植的作物就会持久地保存下来。水稻、小麦和大麦栽培有10,000—15,000年之久，玉米、大豆和苜蓿也有几千年的历史了。这些作物的存留和改变可以通过栽培品种的选择，播种期和栽培管理措施（如防除杂草）及通过外部输入（养分、杀虫剂、水等）来控制。近来研究发现，植物育种的进展，以及农民的教育水平都是保证稳定性的重要因素。在适应性差，冒险性大的条件下进行作物生产，其变化性最大。但是，如果有足够的利润，农民宁愿在那里生产。因此，同自然系统所采用的稳定性定义相比，在论及农业系统时，必须考虑经济因素。

我们还要研究群落内各组成成分的分布，包括个体密度（或像叶片这样的因素），它们是随机构成的，还是有规律的，或者是成群的。垂直分布也很重要，有无下层植物（如豆科饲料作物同小粒粮食作物的混种），植株的垂直分布如

何及地下的环境因素怎样等。

要对生态学的基本因素作进一步了解，最好仔细阅读一部在藏的普通生态学教科书。Whittaker浅显地论述了群落关系，Krebs广泛地讨论了多样化和稳定性（但在某种程度上是非结论性的）。

二、土壤的基本特点

（一）土壤

土壤是一种复杂的、颇具动态变化的物质，可作为扎根介质固定植物，且能储存和供应水分和养分，因而十分重要。农学家和地质工程师给土壤下的定义是不相同的。农学家认为，土壤是地球表面上层风化了的和有生物活动的疏松母质层。在这个意义上，土壤包括风化的母质、次生土壤矿物、土壤水分及其溶质、空气和生物（微生物）以及死的有机物质。典型的“矿质土壤”（相对于“有机质土壤”如泥炭和腐泥），按体积计算，空气占20—30%，水占20—30%，原生和次生矿物占45%，有机质占5%。

矿物颗粒可按大小分级：砂粒（直径为0.05—2mm），粉粒（0.002—0.05mm），粘粒（ $<0.002\text{mm}$ ）。颗粒的表面积和体积的比随颗粒的减小而迅速增大。大部分粘土颗粒是次生矿物，而不是残碎的原生矿物。较小的粘土颗粒在土壤中靠水向下移动。土壤质地（砂质、壤质或粘质）取决于这些颗粒的相对比例。“壤土”就是一种具有适量比例的砂粒、粉粒和粘粒的混合土壤。

（二）土壤的形成

土壤是通过气候、植被（自然的或农业的）和当地地形

同母质相互作用而形成的。母质随着岁月的流失不断风化，形成次生矿物（如铝硅酸盐，钙磷酸盐），有机质和养分逐渐累积。当养分从母体中释放出来或由于降雨而常入时，就进入次生矿物或被植物吸收利用。由于高等植物的枯枝落叶大都返回到土壤表面，这样就形成了一个连续的循环：根系不断吸收土壤中可溶性养分，然后再回到土壤中。

由于这些过程，形成了一个具有明显不同层次的土壤剖面，如图2~1所示。

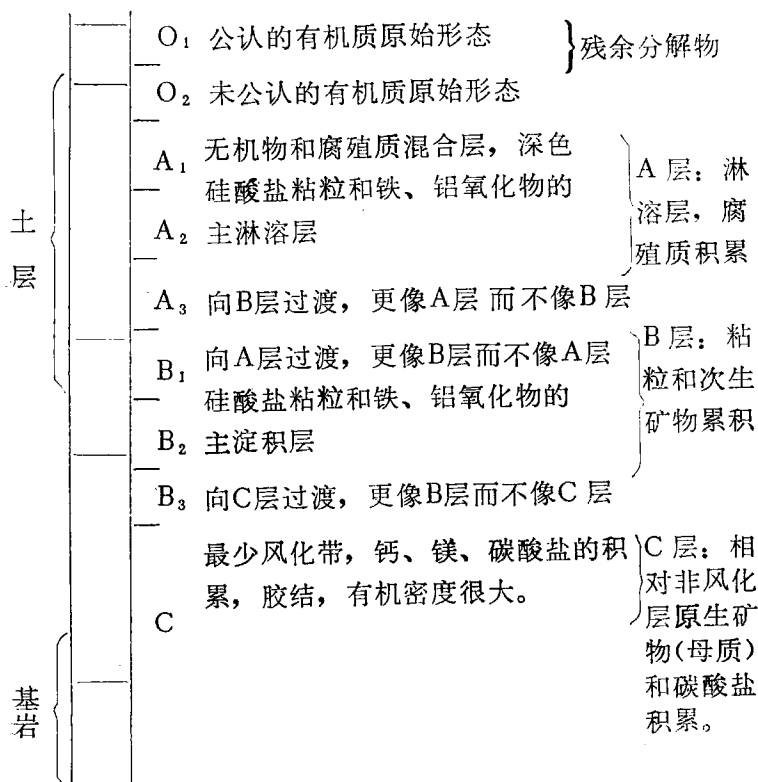


图2~1 理论上矿质土壤可能存在的主要层位

(具体某种土壤剖面，其层位分布可能要比所列的多，也可能比所列的少)

(三) 气候和土壤

苏联土壤学家最先发现气候、植被和土壤剖面形成间的关系。Hans Jenny 发展了这些思想。温度和降雨量决定植物群落的类型和活动性，又反过来影响淋溶类型和淋溶量。残留物和养分循环，因而影响形成的土壤类型。例如，针叶树有酸性残留物 (H^+)，冷凉潮湿地区针叶树下的土壤趋于酸性，碱性矿物 (Ca^{++} 、 K^+ 、 Mg^{++}) 淋溶强。而在草地，碱性矿物则保留较多。

主要在气候和植被作用下形成的土壤称为显域土。以地形(如排水、坡度)或土壤母质为主要影响因素而形成的土壤，对这一地带来说可能是非典型的，或者叫“隐域土”。

Jenny 的伟大贡献之一就是解释了显域土壤之间有机质和含氮量的差异。土壤剖面中的有机质大多是腐殖质，是木素蛋白混合物，即微生物分解植物残体的末端产物。木素最初是未消化的残余物，蛋白质最初是细菌(利用植物残体基质和土壤养分)。腐殖质的C/N通常在10左右，随气候和植被有所变化。据对美洲大平原横断面的研究，Jenny 发现，腐殖质和氮含量的变化如图2~2所示(这些概括都是很主要的)。

在世界上，土壤是根据影响其形成因素和由此而产生的剖面结构进行分类和命名的。

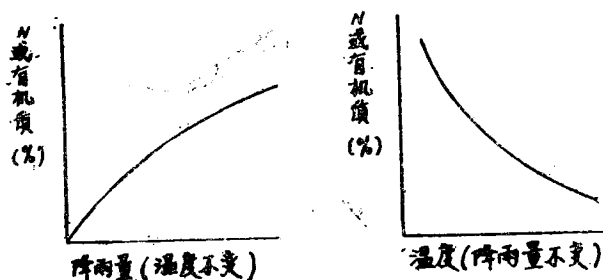


图2~2 土壤有机质和含N量的变化

(四) 土壤的物理和化学性质

我们知道，土壤质地取决于砂粒、粉粒、粘粒的相对比例。这些土壤颗粒往往被腐殖质胶结起来形成团聚体。“结构”指的就是团聚作用的程度。在农业上，还要涉及到“耕性”，即关系到植物生长的土壤状况，主要是通透性和植物器官穿透的难易程度。团粒结构具有良好的耕性。利用机械（犁，凿形中耕机和圆盘耙）疏松坚硬的土壤，有利于改良耕性，但有时使耕层结构破坏。因此，在农业上谋求用最少的耕作来获得适宜的耕性。在加利福尼亚，土壤有机质含量大都都很低，结构性较差。另外，冻融交替作用也不能使土壤疏松，因此，不得不主要靠机械耕作来建立良好的耕层。

土壤胶体的阳离子交换量（CEC）有差异，这在养分和水分的关系中是极为重要的。粘土矿物和腐殖质表面往往带负电荷，能够吸附和保持带正电的离子（如图2~3所示）。阳离子层反过来又吸附和保持一层阴离子和水，但吸附和保持力较弱。

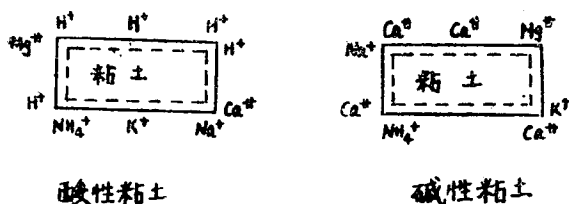


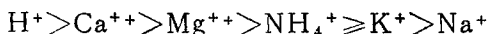
图2~3 阳离子被吸附到带负电荷的粘粒胶核表面

(如果所吸附的离子中 H^+ 占的比例大,土壤就是酸性的;如果主要是 Ca^{++} 、 K^+ 和 Na^+ 等碱性离子,土壤就是碱性的。)

阳离子交换显然取决于土壤颗粒的表面积(粘土单位容积或重量有较大的表面积)。CEC 用滴定法测定,用100克土壤能保持的阳离子的毫克当量数表示。下面是一些典型的测定值:

土壤类型	矿质阳离子	有机阳离子	总交换量
细砂壤土	7	3	10
粉砂壤土	10	5	15
粉砂粘壤土	15	15	30
粉砂粘土	20	30	45

土壤颗粒对所吸附的不同阳离子具有不同的亲合力。这决定于阳离子的大小和电荷密度。阳离子可按感交离子序进行排列,排在最前面的是 H^+ ,对它的吸持力极强:



从顺序中可以看出, Na^+ 容易从土壤中淋洗掉,而 Ca^{++} 就比较困难。这就解释了为什么在冷湿气候条件下,针叶树残体由于碱性物质含量低而 H^+ 含量高,使下面形成的土壤淋洗严重,质地贫瘠,称为灰化土。而草地却相反,具有较高的 Ca^{++} 、

Mg^{++} 、 K^{+} 含量，缺少 H^{+} ，温度和降雨量适宜，使形成的土壤富含 Ca^{++} 、 Na^{+} 的淋洗也较好，称为软土。在干燥地带，降雨量少，甚至连 Na^{+} 也保留在旱成土剖面中。这样的土壤富含养分（肥沃的），但可能盐化或碱化。另一种极端的情况是，在高温（低有机质）和高降水条件下形成的热带氧化土，淋洗严重，甚至其组成成分仍是母质，铁和铝的氧化物。

三、含盐量

（一）水质

无论是降雨还是灌溉输入的水中都带有各种无机盐离子。据有关养分循环的报导，降雨能带入大量物质。在地表水（广大流域上集蓄的）和地下水（可用于抽水灌溉）中，盐的浓度可能更高。这是由于大量水分蒸发（盐浓度增加）和土层淋洗的结果。盐的浓度在相邻的井和河流间变化也很大。

表3.1 中离子浓度用 $mmoles/L$ 溶液表示（即摩尔浓度）。如果应用气体定律，理应采用重量摩尔浓度（ $moles/kg$ 水）。此外，体积摩尔浓度与化学分析的标准方法更接近，而且在稀溶液中，重量摩尔浓度和体积摩尔浓度（在 $mmoles$ 范围内）差异很小。

像上述那些复合盐溶液，通常用其总含盐量（ ppm 或 g 固体/ L 溶液）或电导率表示。电导率 EC 用 $mhos/cm$ 表示（这里 $1 "mho" = 1/ohm$ ），它的大小取决于离子多少和离子化合价的高低。在田间用电表很易测定电导率。Davis 井水盐浓度为 $10.1mmoles/L$ ($11.7meq/L$)， EC 为 $0.6mmhos/cm$ ；